

# Die Schmelzmuster in den Schneidezähnen der Gliroidea (Gliridae und Seleviniidae, Rodentia, Mammalia) und ihre systematische Bedeutung<sup>1</sup>

Von W. v. KOENIGSWALD

*Institut für Paläontologie der Universität Bonn, Deutschland*

*Eingang des Ms. 22. 4. 1992*

*Annahme des Ms. 6. 7. 1992*

## Abstract

*The schmelzmuster of the incisors in Gliroidea (Gliridae and Seleviniidae, Rodentia, Mammalia) and their systematic significance*

Investigated is the enamel ultrastructure in incisors of about 20 fossil and extant gliroid genera and subgenera. According to the schmelzmuster of the lower incisor three groups can clearly be differentiated. Group 1 contains *Myoxus* and *Glirulus* having mainly transversely orientated Hunter-Schreger bands (HSB) and a thick prismless external enamel (PLEX). The schmelzmuster of group 2 is more derived in having diagonally orientated HSB. This group contains *Dryomys*, *Eliomys* with its several fossil subgenera from the Mediterranean islands, and *Leithia*, *Microdyromys*, and "*Peridyromys*" *brailloni*. Group 3 with the most derived schmelzmuster characterized by longitudinally arranged HSB covers *Graphiurus*, *Myomimus*, *Miodyromys*, *Muscardinus*, *Selevinia*, and *Plioselevinia*. This schmelzmuster is represented at least since the early Middle Miocene (MN 4) and indicates the early separation of these groups. This allows plenty of time for further differentiation in other characters. The probability of parallelism has to be rejected according to a survey of other rodents with rearranged HSB. Group 3 is tying together the Seleviniidae with some but not all Gliridae. Therefore, the Seleviniidae are not a sister group of the Gliridae in general and should be incorporated into the Gliridae. The grouping according to the schmelzmuster contradicts to some degree the systematic arrangement according to molar morphology (DAAMS 1981) but corresponds widely with the analysis of soft parts as done by KRATOCHVIL (1973). This indicates the importance of the enamel analysis.

## Einleitung

Die Schneidezähne der Nagetiere sind in ihrer äußeren Morphologie recht arm an Merkmalen. Der Zahnschmelz aber, der als dünne Auflage die labiale Seite der Schneidezähne bedeckt, bietet ein bisher oft nur ungenügend genutztes Informationspotential, das aber für systematische Fragestellungen zusätzlich zur Morphologie (THENIUS 1989) sehr bedeutsam sein kann.

Die klassischen Unterordnungen der Rodentia lassen sich in gewissem Maße am Schmelz der Schneidezähne unterscheiden (KORVENKONTIO 1934; BOYDE 1978). Auch innerhalb der Unterordnungen zeichnen sich systematisch relevante Gruppen ab. So konnte MARTIN (1992) innerhalb der Caviomorpha und Hystricognatha neue Argumente für die phylogenetischen Beziehungen am Schmelz der Schneidezähne aufzeigen. Stellenweise lassen sich sogar einzelne Familien (z. B. Eomyidae, WAHLERT und KOENIGSWALD 1985) oder Gattungen (z. B. *Marmota*, KOENIGSWALD 1990) durch Besonderheiten im Schmelzmuster kennzeichnen.

<sup>1</sup> Diese Studie möchte ich meinem Kollegen und Freund, Herrn Prof. Dr. JOCHEN NIETHAMER, Bonn, in Dankbarkeit widmen, der in der Säugetierkunde die Zoologen und Paläontologen zusammenhielt und stets bereit war, mit Rat und Material zu helfen. Seit einem schweren Unfall auf der Sommerexkursion 1991 kann er am wissenschaftlichen Leben nicht mehr teilhaben.

Für die Gliriden beschreibt bereits KORVENKONTIO (1934) Unterschiede im Inzisiven-schmelz. Die hier vorgelegte Studie zeigt, daß die Gliroidea (Gliridae und Seleviniidae) unter Einschluß des Fossilmaterials aufgrund der Schmelzanalyse in drei Gruppen aufgeteilt werden können. Die zunehmende Abwandlung von einem Grundmuster läßt sich als phylogenetische Entwicklung deuten. Dieser Merkmalskomplex ist für die Systematik der fossilen und rezenten Gliroidea von großer Bedeutung, weil die bisherigen Gliederungen, die sich im wesentlichen nur auf die Morphologie der Molaren stützen konnten, zu recht widersprüchlichen Hypothesen gekommen sind.

Da der Zahnschmelz fossiler Säugetiere meist nur geringe diagenetische Veränderungen aufweist, können bei der Schmelzanalyse fossile und rezente Gattungen nach gleicher Methode untersucht werden. Allerdings liegen von wenigen fossilen Gattungen die Inzisiven vor, weil fossile Kleinsäuger in der Regel durch Schlämmen aus großen Sedimentmengen geborgen werden, und dabei geht häufig der Zusammenhang von Schneidezähnen und Backenzähnen verloren.

Anlaß für diese Studie war die Gelegenheit, erstmalig das Schmelzmuster der Schneidezähne vom seltenen kasachischen Salzbilch, *Selevinia betbakdalaensis*, zu analysieren und an dem bislang nicht genutzten Merkmalskomplex die Beziehung mit den Gliridae zu überprüfen. Dafür ist ein möglichst umfassender Vergleich innerhalb der Gliroidea notwendig.

## Material und Methoden

Der Gattungsname *Glis* Brisson, 1762 ist nach HONACKI et al. (1982) nicht gültig. Statt dessen ist der Gattungsname *Myoxus* Zimmermann, 1780 zu verwenden. Dies hätte auch formale Konsequenzen für die höheren Kategorien wie Gliridae und Gliroidea, die aber hier zunächst beibehalten werden.

Zähne folgender Taxa standen für die Analyse zur Verfügung:

### Rezente Gliridae

- Dryomys nitedula* (Pallas, 1778), Kleinalm, Niedere Tauern, Österreich, [KOE 923 ex Slg. Niethammer 1227]  
*Dryomys nitedula* (Pallas, 1778), Jugoslawien, [KOE 1504 ex SMF 19791]  
*Eliomys quercinus* (L., 1766), [KOE 961 ex Slg. J. Niethammer]  
*Eliomys quercinus* (L., 1766), Trier/Mosel, [KOE 966 ex Slg. J. Niethammer]  
*Myoxus glis* (L., 1766), Tübingen, [KOE 35]  
*Glirulus japonicus* (Schinz, 1845), Japan, [KOE 1500, Shusaku Minato ded]  
*Graphiurus murinus* (Desmarest, 1822), Kanyawara, [KOE 1536 ex SMNS 26323]  
*Graphiurus* sp., Rietfontein/Windhoek, [KOE 963 ex Slg. J. Niethammer]  
*Muscardinus avellanarius* (L., 1758), [KOE 962 ex Slg. J. Niethammer]  
*Muscardinus avellanarius* (L., 1758), Mosel, [KOE 965 Slg. J. Niethammer]  
*Myomimus roachi* (Bate, 1937), Endirne/Türkei, [KOE 1503 ex SMF 77286]

### Fossile Gliridae

- Anthracoglis marinoi* Engesser, 1983, Ober-Miozän, Bacinello VI, [KOE 1557 det. B. Engesser ex NHMB]  
*Eliomys (Hypnomys) sp.*, Jungpleistozän oder Holozän, Pen Majol (Mallorca), [KOE 1002, det. H. de Bruijn]  
*Eliomys (Maltamys) gollcheri* (Bruijn, 1966), Pleistozän, Mnaidra Gap, Matlta, [KOE 999 det. H. de Bruijn]  
*Eliomys (Maltamys) wiedincitensis* Zammit Maempel und Bruijn, 1982, Pleistozän (Leithia-castei-Stufe), Ghar-Dalam-Höhle, Malta, [KOE 1505 leg. G. Storch 1970]  
*Eliomys (Tyrrhenoglis) majori* Engesser, 1976, Ober-Pliozän, Capo Figari (Sardinien), [KOE 1559 det. B. Engesser ex NHMB]  
*Leithia melitensis* (Adams, 1863), Pleistozän, Mnaidra Gap, Malta, [KOE 1506 leg. G. Storch ex SMF]

- Microdyromys miocaenicus* Baudelot, 1965, Mittel-Miozän (MN 6), Sansan, [KOE 1558 det. B. Engesser ex NHMB]  
*Miodyromys aegercii* Baudelot, 1972, Mittel-Miozän (MN 6), Steinberg/Nördlinger Ries, [KOE 995, 1560 ex BSPM 1970 XVIII]  
*Miodyromys biradiculus* Mayr, 1979, Mittelmiozän (MN4), Petersbuch 2, Fränkische Alb, [KOE 1550, 1563 ex BSPM]  
*Myomimus roachi* (Bate, 1937), Jungpleistozän, Hayonim Cave, Layer B, Israel, [KOE 1538, det. E. Tchernov]  
*Myomimus gafzensis* Haas, 1973, Jungpleistozän, Qafze, Layer 17, Israel, [KOE 1539, det. E. Tchernov]  
 "Peridyromys" *braillovi* (Thaler, 1966), Petersbuch 2, Fränkische Alb, Mittelmiozän (MN4), [KOE 1549, 1562 ex BSPM]

### Seleviniidae

- Selevinia betpakdalaensis* Belosludov und Bashanov, 1938; rezent, Kazachstan, Karagandinskaia obl. Ulutau, [KOE 912 ex ZMM S-110990 leg. I. Stogov 1977]  
*Selevinia betpakdalaensis* Belosludov und Bashanov, 1938; rezent, Kazachstan, Dzherkazganskaia obl. 40 km S of Karsakpái, [KOE 913 ex ZMM S-145124, leg. I Stogov 09.1977]  
*Plioselevinia gromovi* Sulimski, 1962, Pliozän, Weze/Polen, [KOE 994 ex ZPP M.Z. VIII. Vm - 328/1]

Außer diesen hier speziell behandelten Gattungen wurden zum Vergleich Vertreter der Cricetidae, Dipodidae, Zapodidae, Spalacidae und Rhizomyidae untersucht, weil stellenweise auch dort eine Verstellung der HSB zu beobachten ist.

Der Schmelz der Schneidezähne von Nagetieren ist ein traditionelles Forschungsgebiet, aber mit dem Raster-Elektronen-Mikroskop (REM) können viele der Merkmale, die bereits von TOMES (1850), KORVENKONTIO (1934) und WAHLERT (1968) aufgrund lichtoptischer Untersuchungen diskutiert wurden, besser abgesichert, vor allem aber durch zusätzliche Merkmale ergänzt werden.

Nach KOENIGSWALD und CLEMENS (1992) kann die Analyse des Zahnschmelzes auf fünf Komplexitätsebenen erfolgen: 1. Kristallite, 2. Schmelzprismen, 3. Schmelztypen, 4. Schmelzmuster und 5. Dentition. Für die Untersuchung zur Systematik der Gliroidea sind nur die drei höheren Ebenen wichtig: Schmelztypen, Schmelzmuster und Dentition. Die Schmelztypen werden durch die Ausrichtung der Schmelzprismen charakterisiert. Das Schmelzmuster beschreibt die räumliche Anordnung der verschiedenen Schmelztypen in einem Zahn. Die unterschiedlichen Schmelzmuster der verschiedenen Zahnpositionen werden auf der Ebene der Dentition beschrieben. Bei fast allen Nagetieren unterscheidet sich das Schmelzmuster in den Schneidezähnen von dem der Backenzähne (KOENIGSWALD 1988), weil sie unterschiedliche Funktionseinheiten bilden. Bei den meisten Gliroidea finden sich sogar Unterschiede in den Schmelzmustern zwischen oberen und unteren Schneidezähnen.

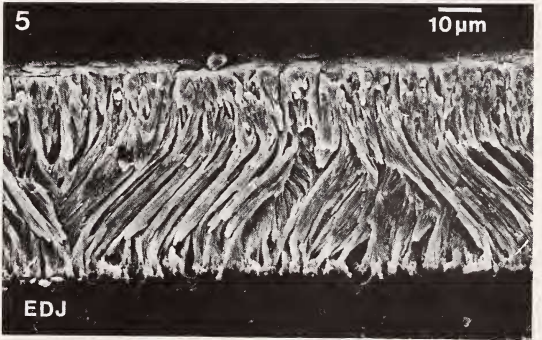
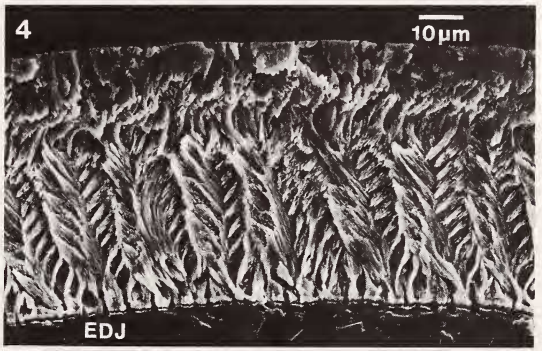
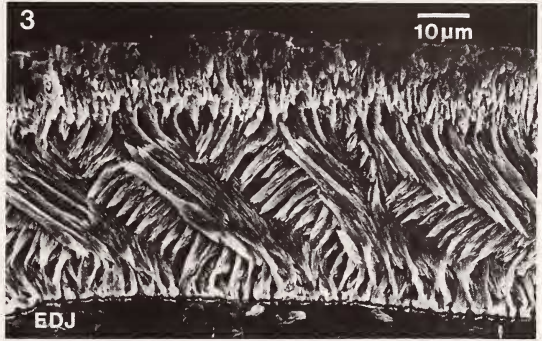
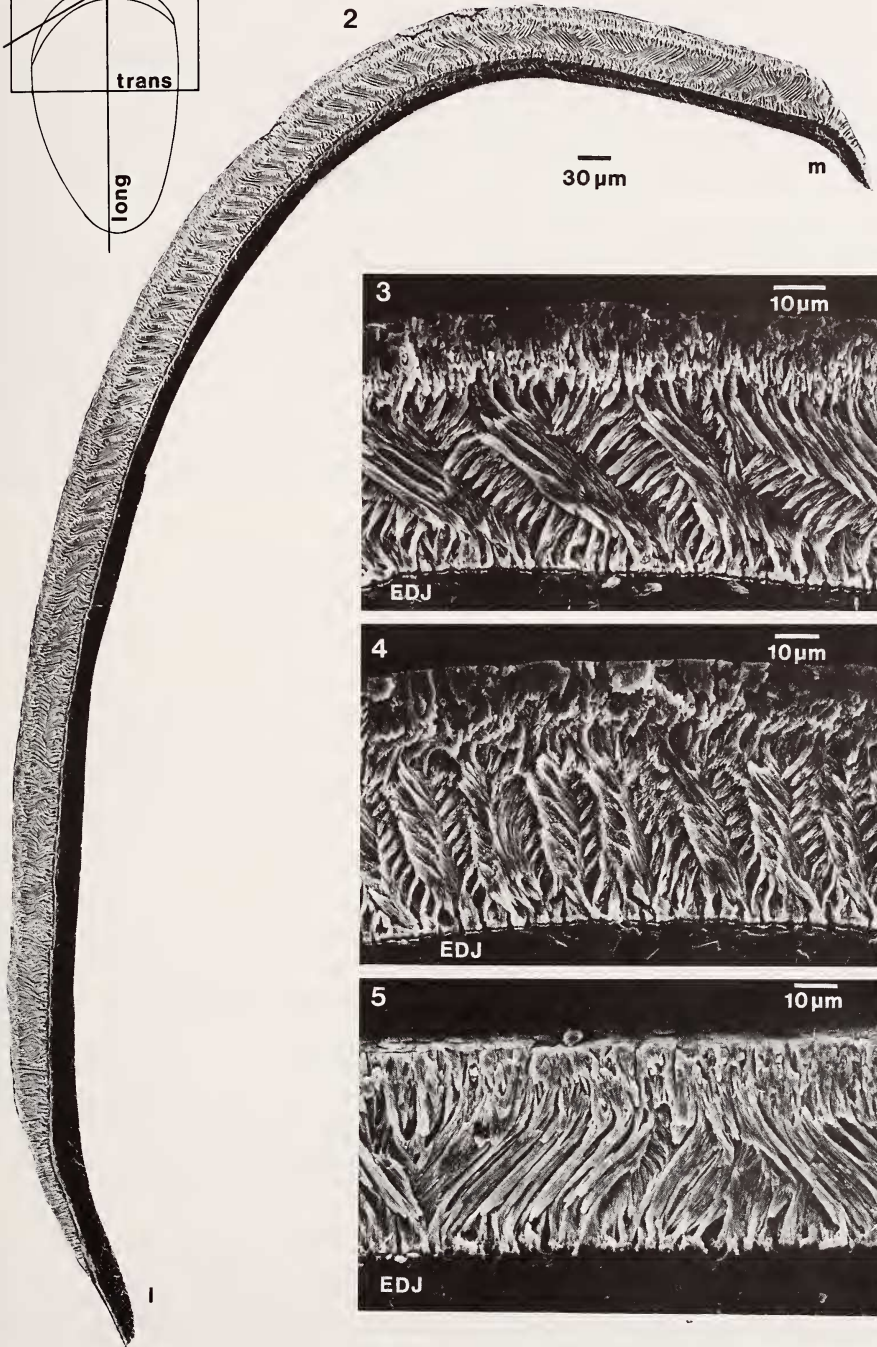
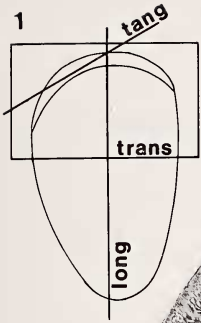
Die Analyse des Zahnschmelzes erfordert je nach Fragestellung etwas unterschiedliche Präparationsmethoden. Für die hier interessierenden Schmelztypen und Schmelzmuster hat es sich als sinnvoll erwiesen, geätzte Anschlüsse vom Zahnschmelz, nach Möglichkeit in den drei Hauptebenen (transversal, longitudinal und tangential; WAHLERT und KOENIGSWALD 1985) auszuwerten (Abb. 1).

Die trockenen Zähne fossiler oder rezenter Nagetiere werden zur leichteren Handhabung in Kunstharz eingebettet. Die gewünschte Schliffebene wird mit Schleifpulver der Körnung 1000 feingeschliffen und anschließend für 2–5 sec mit 2n HCl eingätzt und unter fließendem Wasser sowie im Ultraschallbad gereinigt. Die kurze Ätzung mit einer relativ starken Säure legt die Prismen frei und erlaubt deren Richtung zu analysieren, selbst wenn die Prismen etwas angegriffen werden.

Die auf diese Weise vorbereiteten Präparate können nun zuerst unter dem Auflicht-Mikroskop, möglichst im Dunkelfeld, untersucht werden. Bei etwa 400facher Vergrößerung gewinnt man einen guten Überblick über die Ausrichtung der Schmelzprismen und damit die Verteilung der Schmelztypen. Für die weitere Untersuchung unter dem REM ist eine Bedampfung erforderlich. Auch nach der Bedampfung lohnt sich wiederum die Untersuchung im Auflicht-Mikroskop mit Dunkelfeldeinrichtung. Im REM kann bei niedriger Vergrößerung die Richtung der Prismen und bei höherer Vergrößerung (etwa 1000x) auch die Ausrichtung der interprismatischen Matrix (IPM) beobachtet

---

Abb. 1–5. 1. Orientierung der bevorzugten Schnittebenen zur Untersuchung des Schmelzes an Nagetierschneidezähnen (transversal, longitudinal und tangential). 2–5 *Myoxus glis*, transversale Schnitte durch den unteren Schneidezahn im SEM; 2 Das Übersichtsmosaik zeigt die wechselnde Schnittlage der Hunter-Schreger-Bänder (HSB) in der Portio interna (PI) (m = mesial; l = lateral); 3 Ausschnitt aus dem mesialen Bereich mit streng transversal orientierten HSB; 4 Ausschnitt aus dem mittleren Bereich mit leicht schräggestellten HSB; 5 Ausschnitt aus dem lateralen Bereich mit transversal orientierten HSB. Man beachte die dicke PLEX (ED) = Schmelz-Dentin-Grenze)



werden. Das REM bietet die Möglichkeit einer guten Fotodokumentation. Da bei stärkeren Vergrößerungen das Blickfeld immer kleiner wird, ist es schwieriger, die Gesamtstruktur im Auge zu behalten.

Für die Gliroidea ist die Ausrichtung der uniseriellen Hunter-Schreger-Bänder (HSB) der Portio interna (PI) in den unteren Schneidezähnen von besonderer Bedeutung. Die Ausrichtung läßt sich bereits am Zahnquerschnitt durch den unterschiedlich breiten Ausbiß der Bänder abschätzen, sollte aber im tangentialen Anschlag geprüft werden. Da die Schräglage der HSB bei einigen Gattungen von lateral nach mesial wechseln kann, sind Mosaik, die den ganzen Zahnquerschnitt bei etwa 300facher Vergrößerung zeigen, erforderlich. Sie sind aber nicht mehr publizierbar, da die Verkleinerung auf Tafelformat wesentliche Einzelheiten verschwinden läßt (Abb. 2). Als Arbeitsgrundlage sind diese Mosaik aber sehr hilfreich, sowohl um die Unterschiede im Schmelzband von lateral nach mesial sicher erfassen und repräsentative Stellen für die Abbildungen auswählen zu können.

Jedes biologische Merkmal zeigt eine gewisse Variabilität. Deswegen sollte am Material einer häufigen Gattung die Variabilität des untersuchten Merkmalskomplexes geprüft werden. Bisherige Untersuchungen haben gezeigt, daß auf der Ebene der Schmelzmuster die Variabilität so gering ist, daß in der Regel bereits die Analyse eines einzelnen Zahnes reproduzierbare Ergebnisse erbringt. Das erlaubt auch seltenes Material, sei es fossil oder rezent, in die Untersuchungen einzubeziehen. Die angewendete Methodik setzt eine gewisse Materialzerstörung voraus. Methoden einer zerstörungsfreien Schmelzanalyse, wie sie BOYDE und MARTIN (1984) mit dem Tandem Scanning Reflected Light Microscope beschrieben haben, erfaßt aus der komplexen Struktur des Schmelzes lediglich die Prismenquerschnitte nahe der Außenkante des Schmelzes, die für die hier diskutierte Fragestellung von ganz untergeordneter Bedeutung sind.

### *Verwendete Abkürzungen und Spezialbegriffe*

EDJ = Schmelz-Dentin-Grenze (= Enamel-dentine junction)

HSB = Hunter-Schreger-Bänder, Lagen von Prismen, die sich in einem großen Winkel überkreuzen

multiseriale HSB = HSB, deren Lagen mehrere Prismenquerschnitte dick sind

uniseriale HSB = HSB, deren Lagen nur einen Prismenquerschnitt dick sind

Inklination = Neigung der HSB gegen die EDJ im longitudinalen Schnitt, gemessen von der Normalen (KORVENKONTIO 1934)

IPM = Interprismatische Matrix, Kristallite, die keinen Prismen zuzuordnen sind (WAHLERT und KOENIGSWALD 1985)

MN = Säugetierzonen des Neogens

PE = Portio externa (KORVENKONTIO 1934), äußere Schmelzschicht in den Inzisiven der Nagetiere

PI = Portio interna (KORVENKONTIO 1934), innere Schmelzschicht der Nagetieren-Inzisiven

PLEX = Prismenloser Außenschmelz (MARTIN 1992)

Prismen = Bündel von Schmelzkristalliten, die den Schmelz höherer Säugetiere kennzeichnen

REM = Raster-Elektronen-Mikroskop

Schmelzmuster = räumliche Anordnung ein oder mehrerer Schmelztypen im Zahn (KOENIGSWALD 1977)

Schmelztyp = Schmelzbereich, der durch eine einheitliche Prismenrichtung gekennzeichnet ist (KOENIGSWALD 1977)

### *Herkunft der Materialien*

NHMB = Naturhistorisches Museum Basel

BSPM = Bayerische Staatssammlung für Hist. Geol. u. Paläontologie, München

KOE = Schmelzsammlung Koenigswald, Univ. Bonn

SMF = Senckenberg-Museum, Frankfurt a. M.

SMNS = Staatl. Museum für Naturkunde, Stuttgart

ZPP = Paläozool. Institut der Polnischen Akademie, Warschau

ZMM = Zoologisches Museum, Moskau

## **Ergebnisse**

Trotz der großen Zeitspanne, die das vorliegende Material abdeckt, lassen sich die untersuchten Arten nach dem Schmelzmuster der unteren Inzisiven zwanglos in drei Gruppen aufteilen. Um Wiederholungen zu vermeiden, wird jeweils zuerst das Grundmuster jeder Gruppe beschrieben und dann unter den einzelnen Arten nur die jeweiligen Abweichungen, Dickenverhältnisse von PI und PE sowie Besonderheiten angeführt.

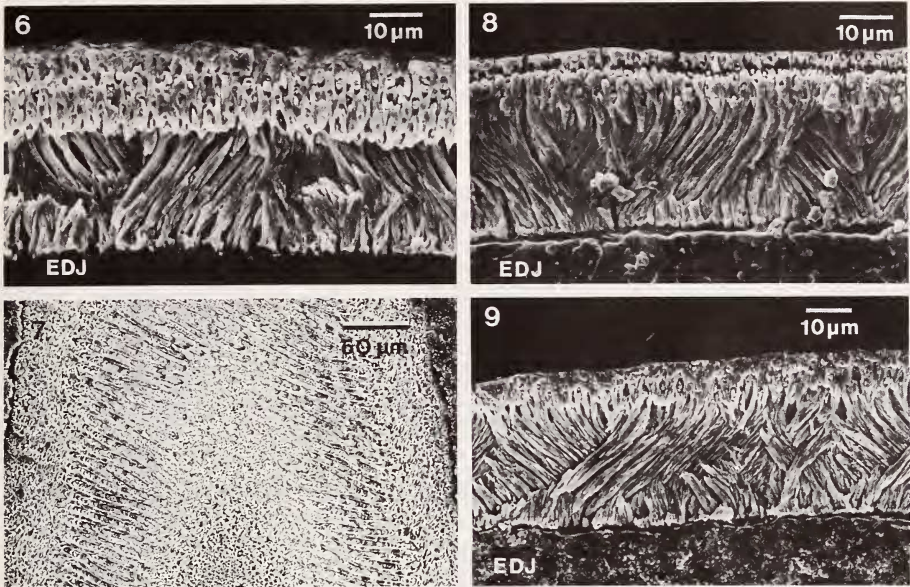


Abb. 6-9. Schmelzmuster in den Schneidezähnen der Gruppe 1 der Gliroidea. 6 *Myoxus glis*, Schmelzmuster des oberen Inzisivs mit transversal angeordneten HSB im transversalen Schnitt; 7 *Myoxus glis*, leicht schräg gestellte HSB der PI im mittleren Bereich des Schmelzbandes im tangentialen Anschliff. Die Zahnachse steht senkrecht, die Zahnschmelz liegt oben. Die PE ist am linken und rechten Rand sichtbar; 8 *Glirulus japonicus*, Schmelzmuster des oberen Inzisivs mit transversalen HSB; 9 *Glirulus japonicus*, Schmelzmuster durch den unteren Inzisiv mit transversalen HSB und einer dicken PLEX. (EDJ = Schmelz-Dentin-Grenze)

Das Schmelzmuster der meisten Nagetier-Schneidezähne umfaßt zwei Schichten, die seit KORVENKONTIO (1934) als Portio interna (PI) und Portio externa (PE) bezeichnet werden, die von unterschiedlichen Schmelztypen gebildet werden.

### Gruppe 1 mit transversalen HSB und dicker PLEX

Das Schmelzmuster des unteren Schneidezahnes ist zweischichtig. Die PI wird von grundsätzlich transversal ausgerichteten, uniserialen HSB gebildet. Etwa auf der Mitte zwischen dem lateralen und dem mesialen Rand kommt es zu einer leichten Schrägstellung der HSB, die aber im tangentialen Schliff kaum auffällt. Die IPM liegt parallel zu den Prismen. An der scharfen Grenze zur PE biegen die Prismen in radiale Richtung und gleichzeitig tritt die IPM in einen Winkel zu den Prismen. Die Prismen nehmen schnell an Dicke ab und gehen in der IPM auf, so daß sich eine dicke prismenlose Außenschicht (PLEX) bildet (Abb. 2-5, 7-9).

Die oberen Schneidezähne zeigen ein sehr ähnliches Schmelzmuster allerdings mit streng transversal angeordneten HSB ohne jede Schrägstellung (Abb. 6).

Dieses Schmelzmuster wurde bei folgenden Taxa angetroffen:

#### *Glirulus japonicus*

Das Schmelzmuster des unteren Schneidezahnes wird von weitgehend transversal ausgerichteten HSB gekennzeichnet. Nur im mittleren Bereich zwischen dem lateralen und medialen Rand kommt es zu einer ganz leichten Schrägstellung. Die HSB stehen nach der

Überprüfung im Längsschnitt senkrecht auf der Schmelz-Dentin-Grenze (EDJ). Die PE nimmt etwa  $\frac{1}{4}$  der Schmelzdicke ein (Abb. 8).

Der Querschnitt der oberen Inzisiven unterscheidet sich von dem der unteren durch eine abgeflachte labiale Seite und die schärferen Kanten an der mesialen wie lateralen Kante. Im Schmelzmuster besteht lediglich der Unterschied, daß die HSB über die ganze Länge streng transversal angeordnet sind (Abb. 9).

#### *Myoxus glis*

Das Schmelzmuster der unteren Inzisiven ist durch weitgehend transversale HSB gekennzeichnet (Abb. 2–5). Nur im mittleren Bereich, der etwas ausgeprägter ist als bei dem vorliegenden Zahn von *Glirulus*, ist eine leichte Schrägstellung der HSB sichtbar. Nach einem tangentialen Schliff läßt die Schrägstellung von rund  $20^\circ$  die HSB apikal zur mesialen Seite hin ansteigen (Abb. 7). Nach mehreren Längsschnitten zu schließen, stehen die HSB nahezu senkrecht auf der Schmelzdentingrenze (EDJ). Die PE nimmt  $\frac{1}{4}$  der Schmelzdicke ein. Die Prismen biegen sich in die radiale Richtung um, verschwinden aber sehr schnell in einer dicken PLEX (Abb. 3–5).

Das Schmelzmuster von oberen Inzisiven zeigt streng transversale HSB (Abb. 6). Die PE, die etwa  $\frac{1}{3}$  der Schmelzdicke einnimmt, wird im innersten Bereich von radialem Schmelz gebildet, die Prismen verschwinden aber sehr schnell in einer dicken PLEX.

#### Nachtrag während des Drucks:

#### *Gliravus* sp.

Das Schmelzmuster des unteren Inzisiven zeigt weitgehend transversale HSB, die im mittleren Bereich eine leichte Schrägstellung erfahren. Die IPM liegt parallel zu den Prismen. Die Portio Externa ist sehr dünn und wird weitgehend von prismaosem Schmelz (PLEX) gebildet. – *Gliravus* sp. [KOE 1639] aus dem Oligozän von Le Bretou (MN 32), ist der älteste Vertreter der hier untersuchten Gliriden und gehört eindeutig zur Gruppe 1. Da mir dieser Zahn erst nach der Fahnenkorrektur zugänglich wurde, konnte *Gliravus* weder in Material-Liste und Text noch in Abb. 29 angeführt werden.

#### Gruppe 2 mit diagonalen HSB

Das Schmelzmuster der unteren Schneidezähne wird von durchgehend diagonal ausgerichteten HSB in der PI gekennzeichnet. Die uniseriale HSB steigen in ihrer seitlichen Erstreckung von lateral nach mesiad mit einem Winkel von maximal  $45^\circ$  an (Abb. 10–11). Die stärkste Schrägstellung liegt etwa in der Mitte zwischen dem lateralen und dem mesialen Rand des Schmelzbandes. Sowohl im lateralen wie im mesialen Randbereich flacht die Stellung der HSB ab, ist aber immer noch geneigt. Die IPM liegt in der PI parallel zu den Prismen. Die PE wird von radialem Schmelz gebildet. Auffallenderweise stehen die Prismen aber nicht in Richtung der Zahnachse, sondern stehen senkrecht zu den geneigten HSB, das heißt, sie sind nach laterad gekippt. Die IPM steht im Winkel zu den Prismen und anastomosiert zwischen ihnen. Eine PLEX ist sehr dünn, wenn überhaupt vorhanden (Abb. 12–13, 14–17).

Das Schmelzmuster der oberen Schneidezähne zeigt in der PI uniseriale HSB, die transversal ausgerichtet sind. Die PE wird von radialem Schmelz gebildet. Eine Reduktion der Prismen in der Außenschicht ist nicht zu beobachten. Die PLEX ist sehr dünn oder gar nicht ausgebildet (Abb. 14).

Dieses Schmelzmuster wurde bei den folgenden Arten gefunden:

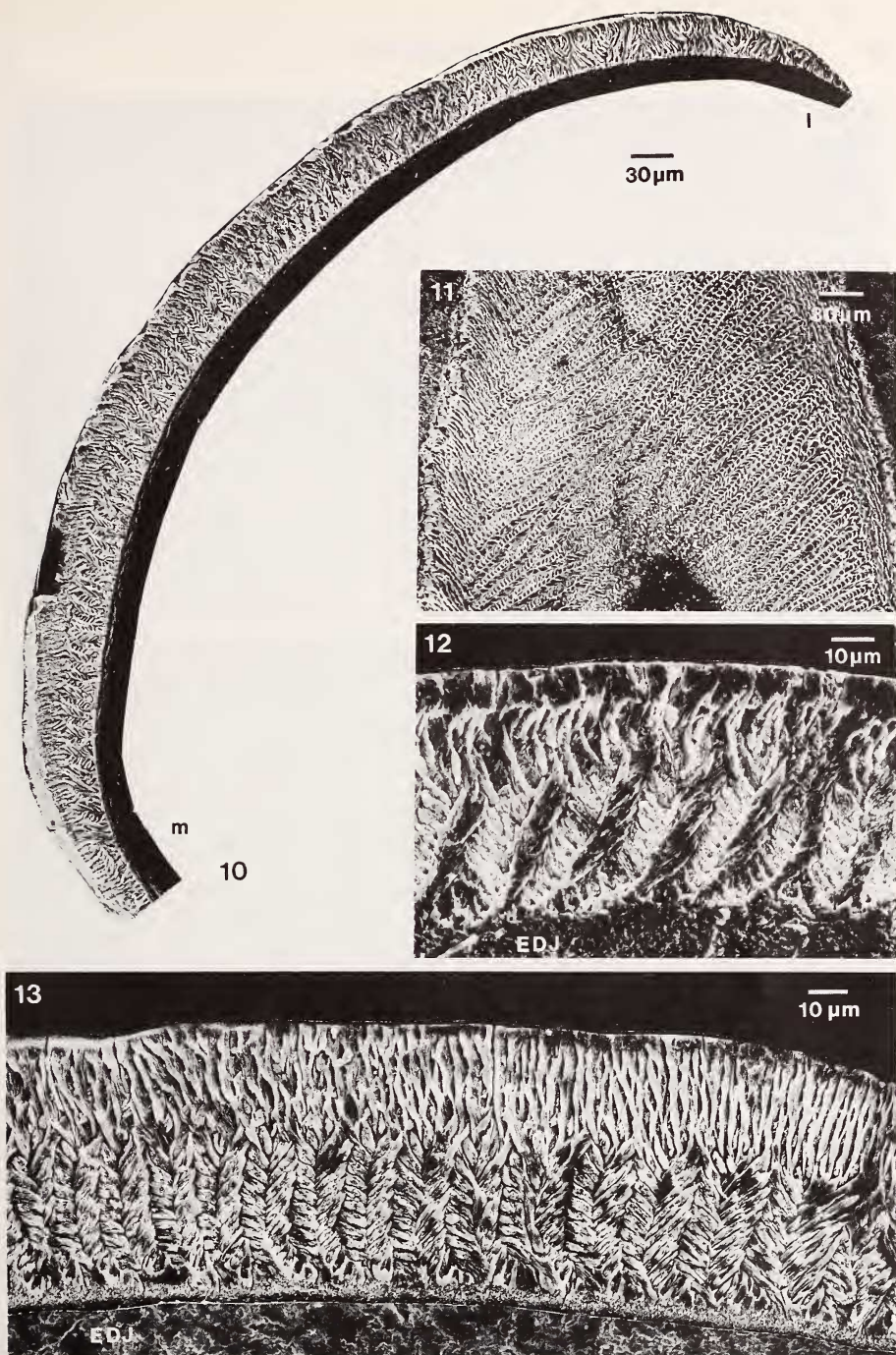


Abb. 10-13. Schmelzmuster in den unteren Schneidezähnen der Gruppe 2 der Gliroidea. 10 Transversaler Schnitt durch den unteren Inzisiv von *Dryomys nitedula* mit durchgehend diagonal gestellten HSB in der PI (m = mesial; l = lateral); 11 im tangentialen Schnitt durch den unteren Inzisiv von *Dryomys nitedula* zeigt sich die Schrägstellung der HSB von etwa 45°; 12 transversaler Schnitt durch den unteren Inzisiv von *Dryomys nitedula*; 13 transversaler Schnitt durch den unteren Inzisiv von *Eliomys (Tyrrhenoglis) majori*. (EDJ = Schmelz-Dentin-Grenze)



*Anthracoglis marinoi*

Die schräg gestellten HSB der PI verflachen nur am mesialen Rand etwas. Die PE mit radialem Schmelz nimmt etwas mehr als  $\frac{1}{3}$  der Schmelzdicke ein. Eine PLEX ist nur ganz dünn ausgebildet.

*Dryomys nitedula*

Im Schmelzmuster des unteren Schneidezahnes sind die HSB der PI durchgehend diagonal angeordnet (Abb. 10). Die Bänder steigen in der Mitte mit etwa  $45^\circ$  an (Abb. 11). Im lateralen Randbereich des Schmelzes verflacht die Schrägstellung etwas. Bei *Dryomys* hat der obere Schneidezahn auf der lateralen Seite eine Einkerbung, die aber nur in der vorderen Hälfte noch vom Schmelz überdeckt ist. Im Schmelz des oberen Schneidezahnes ist die PE mit radialem Schmelz dick und zeigt eine dünne, aber deutlich abgesetzte PLEX.

*Eliomys quercinus*

Das Schmelzmuster kennzeichnen die durchgehend diagonal zur Längsachse angeordneten HSB der PI. In der PE, die etwas mehr als  $\frac{1}{3}$  der Schmelzdicke einnimmt, zeigt die geringe Ätzung, daß die Prismen im radialen Schmelz der PE an Dicke abnehmen und in der immer dicker werdenden IPM, die die PLEX bildet, verschwinden. Die PLEX selber nimmt etwa  $\frac{3}{4}$  der PE ein (Abb. 16).

Im Schmelzmuster des oberen Inzisivs nimmt die PE etwa  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{4}$  der Schmelzdicke ein. Die PLEX ist sehr dünn.

*Eliomys (Hypnomys) sp.*

Im Schmelzmuster der unteren Inzisiven sind die HSB der PI gleichmäßig und zwar von lateral bis mesial durchgehend, aber nur wenig schräggestellt. Gemessen wurden im tangentialen Schliff  $20^\circ$ . Auf die PE entfällt etwa  $\frac{1}{4}$  der Schmelzdicke. Die PLEX ist dünn und entspricht der rot gefärbten Außenschicht.

Die oberen Inzisiven weisen streng transversal ausgerichtete HSB auf. Die PE nimmt nur etwa  $\frac{1}{4}$  der Schmelzdicke ein. Die PLEX ist nur dünn ausgebildet.

*Eliomys (Maltamys) wiedincitensis*

Der untere Inzisiv zeigt die durchgehend diagonal ausgerichtete HSB. Im tangentialen Schliff wurden für den Anstieg etwa  $45^\circ$  gemessen. Die PE nimmt etwa  $\frac{1}{3}$  der Schmelzdicke ein. Eine PLEX ist nur ganz dünn vorhanden (Abb. 17). Es lag kein oberer Inzisiv vor.

*Eliomys (Maltamys) gollcheri*

Im unteren Schneidezahn verflachen die schräggestellten HSB zur mesialen Seite hin, so daß sie hier fast transversal liegen. Die PE erreicht auf der labialen Seite  $\frac{1}{3}$  der Schmelzdicke, ist in den anderen Bereichen etwas dünner. Eine PLEX ist kaum ausgebildet.

Im Schmelzmuster der oberen Inzisiven sind die grundsätzlich transversalen HSB in der Mitte schwach aufgewölbt, so daß sie nach beiden Seiten hin leicht schräggestellt sind. Die PE nimmt gut  $\frac{1}{3}$  der Schmelzdicke ein.

*Eliomys (Tyrhenoglis) majori*

Im unteren Inzisiv sind die HSB der PI durchgehend schräg gestellt (Abb. 13). Im medialen Teil nimmt die PE mit dem leicht gewinkelten radialen Schmelz etwas mehr als  $\frac{1}{3}$  der Schmelzdicke ein. Eine PLEX ist nur ganz dünn ausgebildet.

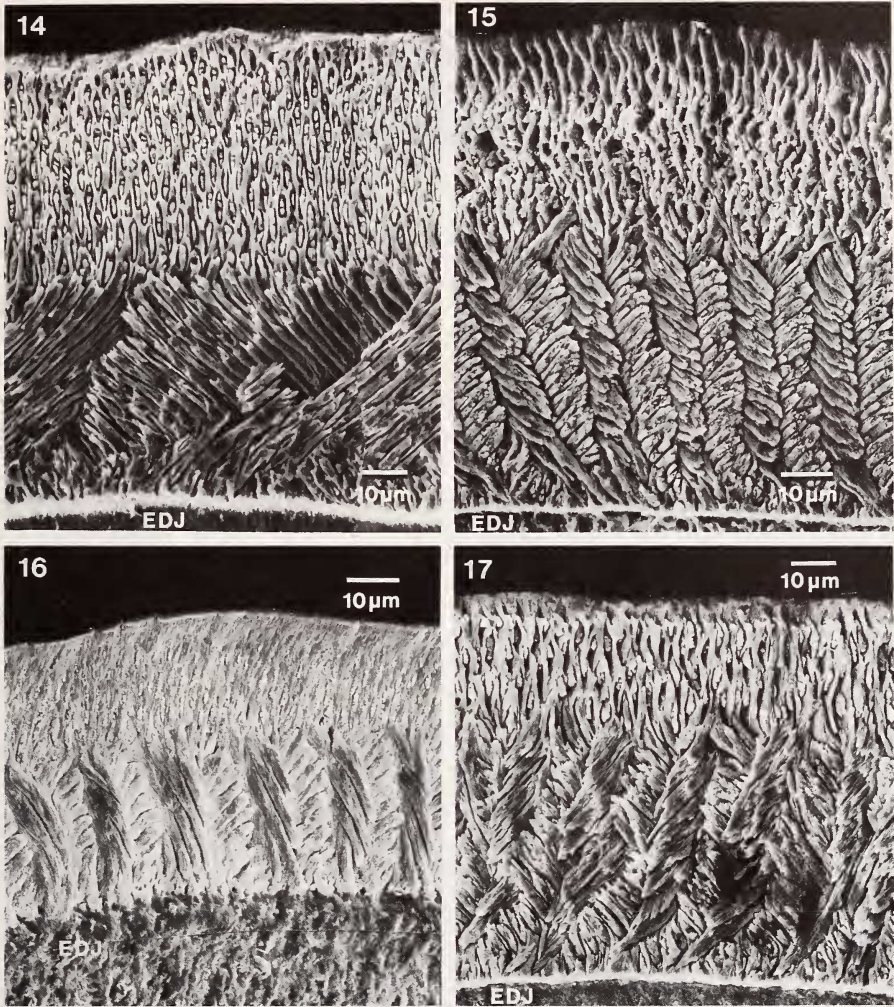


Abb. 14–17. Schmelzmuster in den Schneidezähnen der Gruppe 2 der Gliroidea in Transversalschnitten. 14 *Leithia* sp., Schmelzmuster des oberen Inzisivs mit transversalen HSB in der PI, die Interprismatische Matrix (IPM) begleitet die Prismen. Die PE wird von radialem Schmelz gebildet; 15 *Leithia* sp., Schmelzmuster des unteren Inzisivs mit diagonal gestellten HSB in der PI; 16 *Eliomys quercinus*, Schmelzmuster des unteren Inzisivs; 17 *Eliomys (Maltamys) wiedincitensis*, Schmelzmuster des unteren Inzisivs. (EDJ = Schmelz-Dentin-Grenze)

#### *Leithia melitensis*

Die Schrägstellung der HSB zeigt der transversale Anschliff (Abb. 15). Das Gesamtmosaik läßt eine Verflachung zum lateralen Rand erkennen. In einem tangentialen Schliff konnte die maximale Schrägstellung mit etwa 45° gemessen werden. Im oberen Inzisiv liegen die HSB streng transversal und die PE erreicht fast  $\frac{1}{2}$  der Schmelzdicke (Abb. 14). Eine PLEX fehlt im unteren wie oberen Inzisiv.

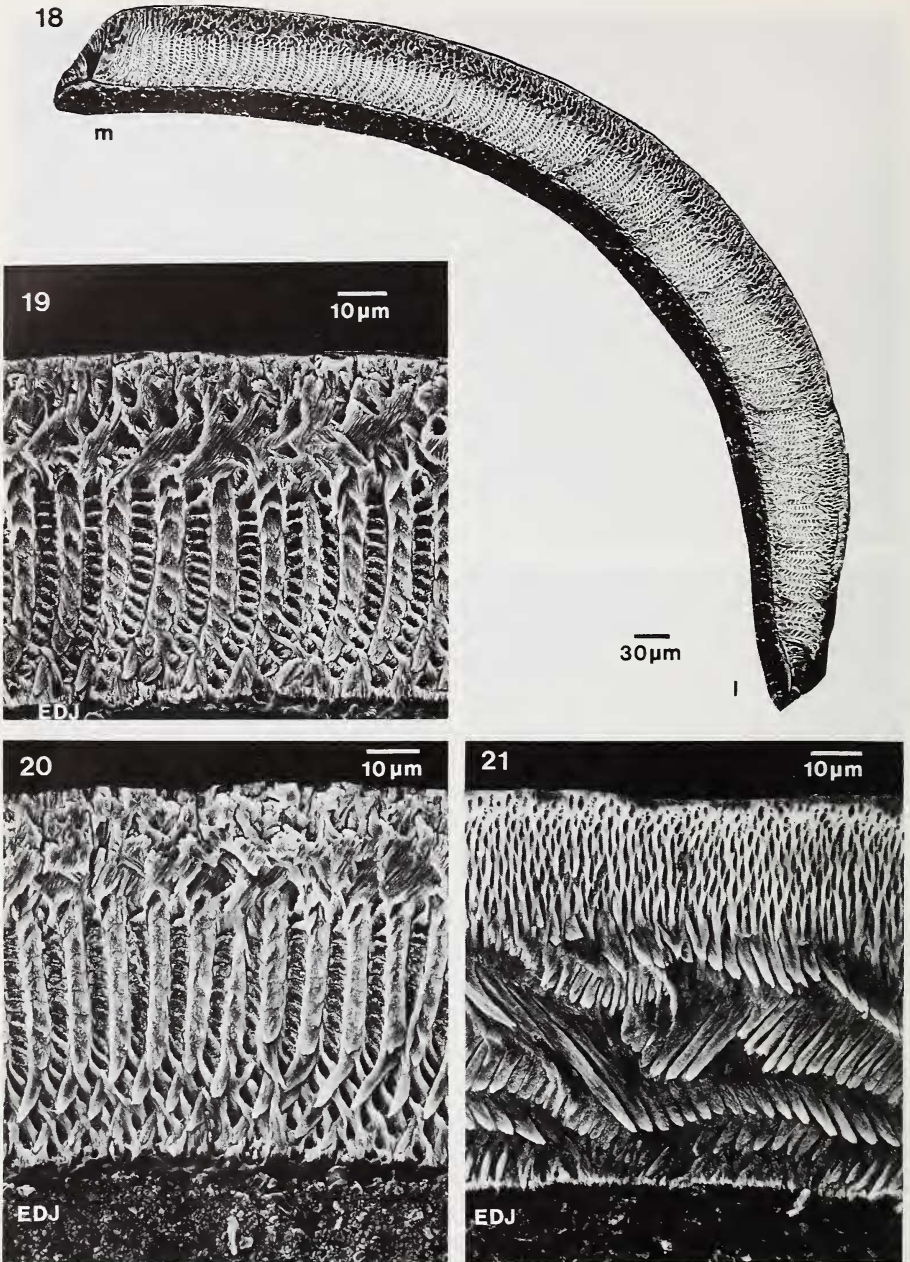


Abb. 18–21. Schmelzmuster in den Schneidezähnen der Gruppe 3 der Gliroidea in Transversalschnitten. 18 und 19 *Muscardinus avellanarius*, der Querschnitt durch den unteren Schneidezahn zeigt ein gleichförmiges Schmelzmuster von der mesialen zur lateralen Seite mit longitudinal ausgerichteten HSB in der PI ohne Umbiegungszone; 20 *Myomimus roachi*, Schmelzmuster des unteren Inzisivs mit longitudinalen HSB in der PI und tangentialen Schmelz in der PE; 21 *Myomimus roachi*, Schmelzmuster des oberen Inzisivs mit transversalen HSB in der PI und radialem Schmelz in der PE. (EDJ = Schmelz-Dentin-Grenze)

*Microdyromys miocaenicus*

Das Schmelzmuster des unteren Inzisiv von *Microdyromys* ist durch eine auffallend dicke PI mit durchgehend schräg gestellten HSB gekennzeichnet. Die PE ist so dünn, daß sich eine PE nicht ausgliedern läßt.

"Peridyromys" *brailloni*

DAAMS (1990) betont, daß "P." *brailloni* nicht von *Peridyromys murinus* herzuleiten ist. Deswegen bezieht sich die hier getroffene Zuordnung lediglich auf die Art *brailloni* nicht aber auf die Gattung *Peridyromys* allgemein.

Die HSB sind durchgehend diagonal gestellt, wenn sie auch in den Randbereichen erheblich verflachen. Die PE nimmt etwa  $\frac{1}{3}$  der Schmelzdicke ein. Im Gegensatz zu *Myoxus* und *Glirulus* ist die PLEX ganz dünn.

## Gruppe 3 mit longitudinalen HSB

Das Schmelzmuster der unteren Inzisiven ist in der dritten Gruppe durch longitudinal ausgerichtete HSB in der PI gekennzeichnet (Abb. 18). Während die Prismen des einen Bandes apikal aufsteigen, sinken die der benachbarten Bänder in der Gegenrichtung ab (Abb. 19). Die IPM liegt grundsätzlich parallel zu den Prismen, kann aber bei einigen Formen eine Innenzone markieren, in der die IPM deutlich im Winkel zu den Prismen steht. Die PE wird von tangentialem Schmelz gebildet (Abb. 19–20, 23–24, 26). Das heißt, die Prismen bleiben in der transversalen Ebene und weisen nach mesiad. Die IPM bleibt ebenfalls in der transversalen Ebene, steht aber im rechten Winkel zu den Prismen und anastomosiert zwischen diesen. Die PLEX bleibt meist nur dünn ausgebildet.

Das Schmelzmuster der oberen Inzisiven wird von grundsätzlich transversal ausgerichteten HSB gebildet (Abb. 21–22), in der die IPM parallel zu den Prismen liegt. Die PE wird wie üblich von radialem Schmelz gebildet, der von einer dünnen PLEX überlagert sein kann.

Dieses Schmelzmuster wurde bei den folgenden Arten gefunden:

*Graphiurus murinus*

Im Querschnitt des unteren Schneidezahnes treten die longitudinal angeordneten HSB der PI hervor. Die IPM steht nur in einer ganz dünnen Innenzone im Winkel zu den Prismen. Der PE fällt in der Zahnmitte fast  $\frac{1}{2}$  der Schmelzdicke zu. Eine PLEX ist nur ganz dünn ausgebildet (Abb. 26).

Im oberen Inzisiv sind die HSB der PI transversal ausgerichtet, aber am lateralen wie mesialen Rand leicht schräg gestellt. Die PE ist dünn und weist eine deutliche Außenzone mit prismenlosem Schmelz auf (PLEX).

*Miodyromys aegercii und biradiculus*

Im Schmelzmuster der unteren Schneidezähne bildet innerhalb der longitudinal ausgerichteten HSB die gewinkelt zu den Prismen stehende IPM eine Innenzone, die etwa  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{2}$  der Dicke der PI einnimmt und mit unscharfer Abgrenzung in die äußere Zone der PI übergeht. Auf die PE entfällt rund  $\frac{1}{3}$  der Schmelzdicke (Abb. 25).

Die oberen Schneidezähne zeigen transversale HSB in der PI und eine relativ dicke PE mit radialem Schmelz.

*Muscardinus avellanarius*

Die uniserialen HSB der PI sind parallel zur Längsachse, also longitudinal angeordnet (Abb. 18–19). Die IPM markiert undeutlich zwei nahezu gleich starke Zonen. In der etwas

schwächeren Innenschicht steht die IPM deutlich im Winkel zu den Prismen, während sie in den übrigen Bereichen der HSB die Prismen begleitet. Im Querschnitt neigen sich die HSB in der Innenschicht leicht nach lateral, schwenken aber dort, wo die IPM verschwindet, in die Richtung senkrecht zur EDJ um. Der Übergang zur PE mit ihrem tangentialen Schmelz ist scharf. Die Prismen verschwinden erst dicht an der Außenkante des Schmelzes, so daß die PLEX nur sehr dünn ist.

Die longitudinale Anordnung der HSB sowie der tangentialen Schmelz der PE im unteren Inzisiv wurde durch Längsschnitte eindeutig bestätigt.

Im oberen Inzisiv sind die HSB der PI transversal orientiert, besitzen aber eine deutlich stärkere Inklination gegenüber der EDJ als bei den meisten anderen Gliriden. Die dicke PE nimmt etwa  $\frac{1}{3}$  der Schmelzdicke ein. Eine PLEX ist nur ganz dünn ausgebildet.

#### *Myomimus roachi* und *Myomimus gafzensis*

Die longitudinale Ausrichtung der HSB wurde im Längsschliff bestätigt. Die IPM markiert eine deutliche Innenzone innerhalb der PI (Abb. 20). Die PLEX ist unbedeutend. In den oberen Inzisiven nimmt die PE etwa  $\frac{1}{4}$  der Schmelzdicke ein. Eine PLEX ist kaum vorhanden (Abb. 21).

#### *Plioselevinia gromovi*

Von *Plioselevinia* konnte eine dünne Scheibe des unteren Schneidezahnes untersucht werden. Diese zeigt die longitudinal angeordneten HSB (Abb. 24), die an den Seiten leicht schräg gestellt sind. Die IPM formt eine Innenzone, die etwa  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{2}$  der Dicke der PI einnimmt. Die PE ist in der vorhandenen Zahnscheibe reduziert, und die Prismen gehen von den HSB unmittelbar in eine dünne PLEX über.

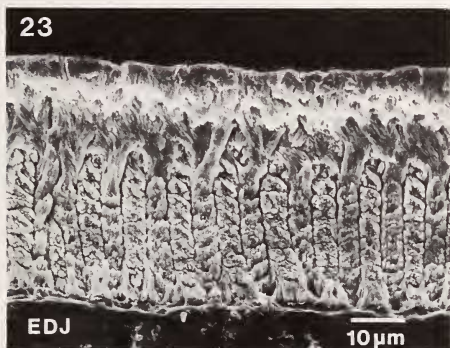
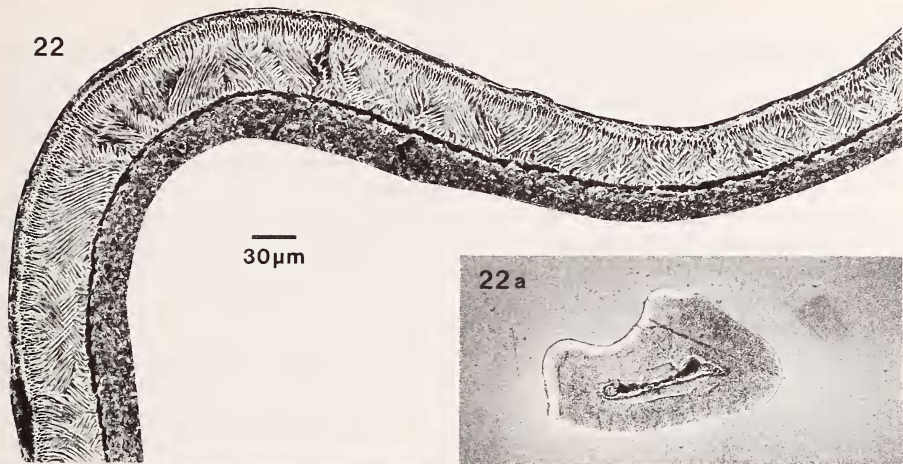
#### *Selevinia betpakdalaensis*

Im Schmelzmuster des unteren Schneidezahnes stehen die HSB der PI longitudinal, wie es bei *Muscardinus* oder *Myomimus* zu beobachten ist (Abb. 23). Die IPM verläuft weitgehend parallel zu den Prismen und läßt keine Innenzone durch eine auffallende Winkelstellung erkennen. Die PE wird eindeutig aus tangentialem Schmelz gebildet, damit fügt sich *Selevinia* völlig in das typische Bild der Gruppe 3. Die PLEX nimmt etwa  $\frac{1}{3}$  der PE ein (Abb. 23).

Der obere Inzisiv besitzt eine tiefe Außenfurche (Abb. 22), die auf der labial/lateralen Seite liegt und ganz mit Schmelz überdeckt ist. Der obere Schneidezahn zeigt trotz seiner starken Außenfurche ein einheitliches Schmelzmuster. Die PI wird von transversal angeordneten HSB gebildet (Abb. 22). Auf die PE entfallen etwa  $\frac{1}{4}$  der Schmelzdicke. Etwa in der halben Dicke der PE verschwinden die Prismen in der PLEX.

---

Abb. 22–26. Schmelzmuster in den Schneidezähnen der Gruppe 3 der Gliroidea in Transversalschnitten. 22 *Selevinia betpakdalaensis*, Zahnquerschnitt und Schmelzmuster des oberen Inzisivs, mit transversalen HSB und radialem Schmelz in der PE. Das Mosaik zeigt die Aufwölbung mesial der großen Längsfurche; 23 *Selevinia betpakdalaensis*, Schmelzmuster des unteren Inzisivs mit longitudinalen HSB in der PI und tangentialem Schmelz in der PE; 24 *Plioselevinia gromovi*, Schmelzmuster im unteren Inzisiv, sichtbar sind die Longitudinalen HSB, die PE scheint reduziert zu sein; 25 *Miodiromys aegercii*, Schmelzmuster des unteren Inzisivs mit longitudinalen HSB und tangentialem Schmelz in der PE; 26 *Graphiurus* sp., Schmelzmuster des unteren Inzisivs mit longitudinalen HSB in der PI und einem besonders dicken tangentialen Schmelz in der PE. (EDJ = Schmelz-Dentin-Grenze)



## Diskussion

Die Gliridae sind eine recht alte Gruppe, die bereits im Oligozän und frühen Miozän eine starke Radiation erfahren hat. Von dieser Vielfalt ist in der rezenten Fauna nur noch ein kleiner Ausschnitt überliefert. Die Gliridae treten erstmals mit *Eogliravus* im Mittel-Eozän auf. Von *Gliravus*, der im Ober-Eozän und Oligozän belegt ist, geht die große Radiation aus. Die rezenten Gattungen lassen sich z. T. bis in das untere Miozän zurückverfolgen: *Myomimus* ist seit dem Unter-Miozän im Mittelmeerraum belegt (DAAMS 1981). *Myoxus* (= *Glis*) wird erstmals im untersten Miozän (MN1) (MAYR 1979), *Glirulus* aus MN3 (MEULEN und BRUIJN 1982) genannt; *Eliomys* und *Muscardinus* sind in Süddeutschland im Mittel-Miozän ab MN9 belegt (MAYR 1979). Diese Gattungen werden allerdings von zahlreichen anderen und nur fossil bekannten Gliriden begleitet, von denen nur einige hier auf das Schmelzmuster hin untersucht werden konnten.

Das Schmelzmuster der Inzisiven zeigt innerhalb der Gliroidea eine größere Vielfalt als bei fast allen anderen Nagergruppen. Meist unterscheidet sich beim gleichen Individuum das Schmelzmuster des unteren Inzisivs von dem des oberen. Während die oberen Inzisiven aller Gattungen im Schmelzmuster sehr einheitlich sind, lassen sich an den unteren Inzisiven drei Gruppen unterscheiden, die durch transversal, diagonal bzw. longitudinal angeordnete HSB in der PI gekennzeichnet sind. Die Unterschiede im Schmelzmuster liegen etwa im Gattungsniveau oder höher, denn verschiedene Arten einer Gattung *Myomimus* zeigen das gleiche Schmelzmuster. Auch in den verschiedenen Unter-gattungen von *Eliomys* wurden keine wesentlichen Unterschiede gefunden. Die weitere Diskussion kann deswegen auf der Gattungsebene erfolgen. Um die Evolutionsrichtung zu ermitteln muß ein Vergleich mit den Schneidezähnen anderer Nagetiere geführt werden.

### Ursprüngliche Schmelzmuster und Richtung der Merkmalsverschiebung

Das vorliegende Material erlaubt zwar keine Analyse der fossilen Vorläuferformen der Gliriden, die HARTENBERGER (1971) bei *Microparamys* vermutet. Um festzustellen, welche Merkmale im Schmelzmuster ursprünglich und welche als abgeleitet zu bewerten sind, müssen die wichtigsten Merkmale der Schmelzmuster bei den anderen Nagetieren als Außengruppe betrachtet werden.

Bei Caviomorpha und Hystricomorpha stellte MARTIN (1992) lediglich transversal angeordnete (multiseriale) HSB in der PI fest. Die PE wird grundsätzlich von radialem Schmelz gebildet. Unterschiede zwischen unteren und oberen Inzisiven wurden nicht gefunden.

Auch bei den Sciuomorpha ließen sich bislang keine Unterschiede zwischen unteren und oberen Inzisiven finden. Die (uniseriale) HSB sind ebenfalls grundsätzlich transversal angeordnet, lediglich für *Cynomys* beschreibt KORVENKONTIO (1934) ein leichtes Aufbiegen der HSB zur Mitte. Die IPM begleitet die Prismen (BOYDE 1978; KOENIGSWALD 1990). Die PE wird aus radialem Schmelz gebildet.

Die meisten Myomorpha, zu denen hier auch die Gliroidea gerechnet werden, besitzen ebenfalls in der PI uniseriale HSB, die in der ursprünglichen Ausprägung transversal angeordnet sind. Die IPM ist ursprünglich parallel zu den Prismen ausgerichtet. Zu diesem Schmelzmuster gehört eine PE aus radialem Schmelz. Wesentliche Modifikationen treten allerdings sowohl in der Richtung der IPM wie in der Ausrichtung der HSB auf. Die IPM tritt zumindest in den unteren Schneidezähnen bei den Muridae, den Arvicolidae und den meisten Cricetidae in einen großen Winkel zu den Prismen und versteift so die dritte Raumrichtung (KOENIGSWALD 1988). Abweichungen in der ursprünglich transversalen Anordnung der HSB zeigen außer den hier untersuchten Gliroidea einige Cricetidae (Myospalacinae und Platacanthomyinae), Rhizomyidae, Zapodidae und Dipodidae. Dabei treten regelmäßig große Unterschiede zwischen oberen und unteren Schneidezähnen auf.

Vertreter dieser Familien sollen weiter unten mit den Gliroidea verglichen werden.

Aus dieser Merkmalsverteilung kann man schließen, daß auch bei den Gliroidea ein Schmelzmuster für die Schneidezähne mit folgenden Merkmalen am Anfang steht:

1. obere und untere Schneidezähne unterscheiden sich nicht;
2. die HSB der PI sind transversal angeordnet;
3. die IPM begleitet die Prismen;
4. die PE wird aus radialem Schmelz gebildet;
5. die prismenlose Außenschicht (PLEX) ist dünn.

Diese ursprüngliche Merkmalskombination wird bei den Gliroidea in den oberen Inzisiven weitgehend beibehalten, ist aber in den unteren Inzisiven bei allen untersuchten Gliroidea bereits verändert.

Das auffälligste Merkmal ist die zunehmende Kippung der HSB in der PI. Aus der ursprünglich transversalen Anordnung läßt sich die beginnende Schrägstellung in der Gruppe 1 (*Glirulus* und *Myoxus*) ableiten. Als Autapomorphie zeigen diese beiden Gattungen eine starke Ausbildung der PLEX.

In der Gruppe 2 wird die Tendenz, die HSB schräg zu stellen, verstärkt und zeigt sich in der durchgehend diagonalen Anordnung der HSB. Verbunden ist damit die Kippung der Prismenrichtung im radialen Schmelz. Der Winkel zwischen HSB und PE bleibt erhalten. Dieses Merkmal hat besondere Bedeutung für den Vergleich mit anderen Nagern mit verstellten HSB.

In der Gruppe 3 sind die HSB so stark gekippt, daß sie longitudinal ausgerichtet sind. Da die ursprüngliche Winkelbeziehung zur PE bestehen bleibt, wird die PE von tangentialem Schmelz gebildet. Erst in diesem Niveau markiert bei einigen Gattungen die IPM durch ihre Winkelstellung eine Innenzone in der PI.

Es ist auffallend, daß bei dem bisherigen Material noch keine Übergangsformen zwischen den Gruppen 2 und 3 aufgetreten sind. Auch wenn bisher nur einige Gattungen aus dem fossilen Bereich untersucht werden konnten, spricht das dafür, daß die Trennung dieser drei Gruppen zeitlich noch weiter zurückliegt als die Herkunft des hier untersuchten Fossilmaterials. Wahrscheinlich sind diese drei Gruppen bereits zu Beginn des Miozäns getrennt.

Bisher ist es noch nicht gelungen, die Dicke der PE sinnvoll zu interpretieren. Die Reduktion der PE bei *Plioselevinia* ist auf jeden Fall ein stark abgeleitetes Merkmal. Die PLEX an der Außenseite der EP tritt bei Nagetieren regelmäßig auf und enthält die rot gefärbte Außenschicht. Die Verdickung der PLEX bei *Myoxus* und *Glirulus* ist ebenfalls als abgeleiteter Merkmalszustand zu betrachten.

Es ist höchst bemerkenswert, daß sich die Seleviniidae problemlos in die dritte Gruppe einordnen, obwohl sie in der Molarenmorphologie stark abweichen. Bevor die drei Gruppen mit den bisherigen systematischen Gliederungen der Gliroidea verglichen werden, ist die grundsätzliche Frage zu stellen, wie weit diese speziellen Merkmale des Schmelzmusters konvergent entstanden sein können.

### Diagonale und longitudinale HSB in den Inzisiven anderer Nagere

Das oben dargestellte Modell postuliert für die Gliroidea eine zunehmende Schrägstellung der HSB, die in der dritten Gruppe in longitudinaler Ausrichtung gipfelt. Es ist zu prüfen, ob es sich dabei um ein synapomorphes Merkmal handelt, oder ob es mehrfach parallel entstanden sein kann. Diese Frage kann am ehesten aus dem Vergleich mit jenen Gattungen der Myomorpha beantwortet werden, die ebenfalls eine modifizierte Anordnung der HSB in der PI besitzen.

Innerhalb der Myomorpha kommt es mehrfach zu einer Verstellung der ursprünglich transversalen HSB, bei der sich unterschiedliche Typen abgrenzen lassen. Bei *Tachyoryctes* (Rhizomyidae), *Spalax* (Spalacidae), *Myospalax* und *Prosiphneus* (Myospalacinae, Criceti-



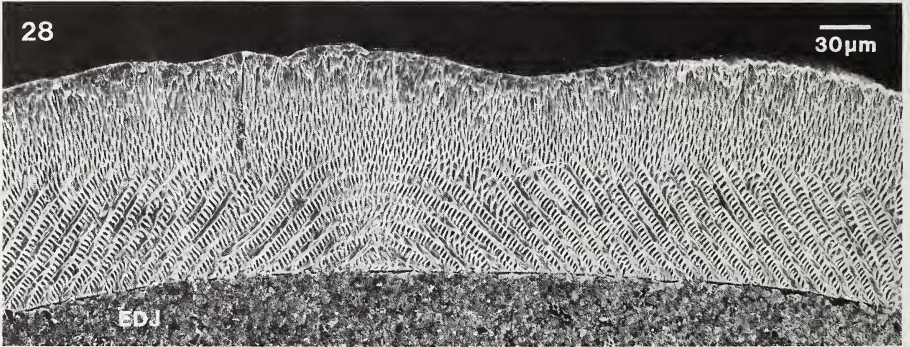
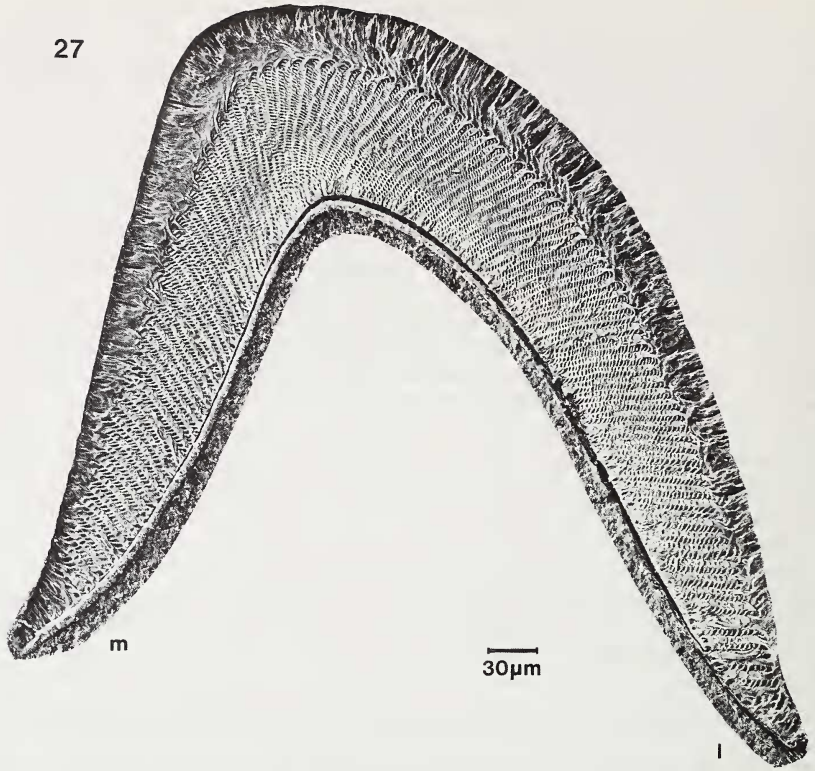


Abb. 27–28. 27 *Alctagulus pumilo*, (KOE 952, Syrien), Schmelzmuster des unteren Inzisivs mit longitudinalen HSB in „Fächerstellung“ in der PI und tangentialen Schmelz in der PE. (m = mesial; l = lateral); 28 *Spalax ehrenbergi*, (KOE 916, Israel), Schmelzmuster des unteren Inzisivs im transversalen Schnitt mit longitudinalen HSB und einer deutlichen medialen Umbiegungszone in der PI. Die IPM steht in deutlichem Winkel zu den Prismen. Die PE wird von radialem Schmelz gebildet. (EDJ = Schmelz-Dentin-Grenze)

dae) steigen die HSB in der tangentialen Aufsicht von beiden Seiten apikal an und biegen in der Zahnmitte oder etwas seitlich davon um. Auch im transversalen Schnitt ist diese Umbiegung zu erkennen (Abb. 28). Die Verstellung der HSB kommt nur in den unteren Inzisiven vor. Mit diesem Typ der Verstellung der HSB haben die hier untersuchten

Gattungen der Gliroidea nichts zu tun, weil ihnen die mediale Umbiegungszone eindeutig fehlt.

WAHLERT und KOENIGSWALD (1985) haben longitudinale HSB für die unteren Schneidezähne der Eomyidae beschrieben, denen eine Umbiegungszone in der Mitte des Schmelzbandes fehlt. Eine weitere Übereinstimmung läßt sich mit der Gruppe 3 der Gliroidea feststellen, nämlich daß die PI bei den Eomyiden ähnlich wie bei *Muscardinus* oder *Miodromys* zweigeteilt ist. In einer Innenzone steht die IPM im Winkel zu den Prismen, während sie in der äußeren Zone der PI die Prismen umhüllt. Allerdings ist die Winkelstellung zwischen beiden Zonen, die bei den Eomyiden beobachtet werden konnte (WAHLERT und KOENIGSWALD 1985), bei den Gliroidea nicht ausgebildet. Einen grundsätzlichen Unterschied gegenüber den Gliroidea zeigen die Eomyidae aber mit ihrem radialen Schmelz in der PE. Hier wird der ursprünglich radiale Schmelz beibehalten und nicht wie bei allen Gliroidea mitgedreht. Damit lassen sich die Übereinstimmungen im Schmelzmuster zwischen den Eomyiden und der dritten Gruppe der Gliroidea als Parallelentwicklung erkennen. Obere Schneidezähne der Eomyiden standen zur Schmelzanalyse nicht zur Verfügung.

Longitudinale HSB ohne Umbiegung wurden bei allen überprüften Dipodidae (*Allactaga*, *Alactagulus*, *Jaculus* und *Pygeretmus*) und Zapodidae (*Sicista*, *Zapus*) gefunden. Hier wird zwar die relativ dicke PE wie bei den Gliroidea auch von tangentialem Schmelz gebildet, aber im Querschnitt zeichnen sich die longitudinalen HSB durch eine ganz charakteristische Fächerstellung aus (Abb. 27). Die IPM steht in einem deutlichen Winkel zu den Prismen. Diese beiden Unterschiede lassen auch diese Parallelentwicklung gut gegenüber den Gliroidea abgrenzen. Die oberen Schneidezähne der Dipodidae und Zapodidae zeigen transversale HSB.

Von den Platanthomyinen konnte nur *Typhlomys* untersucht werden. Diese Gattung besitzt in den unteren Schneidezähnen longitudinal angeordnete HSB in einer Fächerstellung. Auch hier steht die IPM im Winkel zu den Prismen. Da in dieser Gattung die PE extrem dünn ist, kann die Ausrichtung der Prismen nicht beobachtet werden. Die HSB reichen unmittelbar an die rote Außenschicht. Die oberen Schneidezähne haben transversale aber stark inklinierte HSB in der PI, und die PE mit radialem Schmelz nimmt etwa  $\frac{1}{4}$  der Schmelzdicke ein.

Aus der Verbreitung von diagonal oder longitudinal ausgerichteten HSB in den Schneidezähnen myomorpher Nager geht eindeutig hervor, daß dieses Merkmal mehrfach konvergent entstanden ist. Weiter zeigt sich, daß die gleichzeitige Drehung der PI und der PE, die bei den Gliroidea belegt ist, keineswegs zwingend ist, sondern vielmehr eine Eigenart der Gliroidea bildet.

### Biomechanische Bedeutung des Umbaus im Schmelzmuster

Bevor die systematische Bedeutung der Schmelzmuster erörtert werden kann, muß noch auf die biomechanische Wertigkeit der Schmelzmuster und deren Bildungsweise eingegangen werden. Die Bildung des Zahnschmelzes wird in erster Linie von genetischen und epigenetischen Faktoren gesteuert, weil im Schmelz kein struktureller Umbau, wie etwa im Knochen, möglich ist. Wenn das Schmelzmuster den biomechanischen Belastungsplan, wie z. B. in den Molaren der Arvicoliden (KOENIGSWALD 1980, 1982), fast ideal widerspiegelt, kann das nur als Ergebnis einer sehr wirkungsvollen Selektion verstanden werden. Derartige Umkonstruktionen scheinen allerdings weniger durch Änderungen in der Nahrungsauswahl ausgelöst, sondern auf eine generelle Festigung der Struktur hin selektiert zu werden (KOENIGSWALD und PFRETZSCHNER 1991; KOENIGSWALD 1989).

Da die absolute Größe bei der biomechanischen Betrachtung der Schmelzmuster eine entscheidende Rolle spielt, können die Argumente, die für die dicken, vertikal zur Kaufläche stehenden HSB, die bei Nashörnern gefunden wurden (RENSBERGER und KOENIGS-

WALD 1980; BOYDE und FORTELIUS 1986; PFRETZSCHNER 1992), nicht auf die uniseriellen HSB der Nagezähne der Gliroidea übertragen werden.

Bisher haben sich für die Umorientierung der HSB in den Schneidezähnen verschiedener Nagetiergruppen keine biomechanischen Argumente im Sinne einer speziellen Leistungssteigerung für die unteren Schneidezähne ergeben. Besonders harte Nahrung oder eine spezielle Tätigkeit, wie etwa das Zahngraben, wird nicht von allen Gruppen geteilt, die dieses Merkmal konvergent entwickelt haben. Das Spreizen der unteren Schneidezähne belastet diese Zähne seitlich auf Biegung. Bei *Spalax* könnte man einen Zusammenhang zwischen diesem Spreizen und longitudinalen HSB vermuten, wenn nicht *Sciurus*, für den dieses Spreizen besonders gut bekannt ist, die ursprüngliche, transversale Orientierung der HSB beibehalten hätte. An funktionslose Veränderungen möchte ich bei der bei verschiedenen Nagetieren festgestellten Umorientierung der HSB nicht denken, weil regelmäßig nur die Schmelzmuster der unteren Schneidezähne nicht aber die oberen umgebaut werden. Auf einen Lösungsvorschlag für dieses Problem muß vorerst verzichtet werden.

### Vergleich der bisherigen systematischen Gliederung innerhalb der Gliroidea mit den nach dem Schmelzmuster zu unterscheidenden Gruppen

Während sich die systematische Gliederung der rezenten Gliroidea auf eine Vielzahl von allgemeinen Merkmalen, auf die geographische Verbreitung und auf Weichteile (KRATOCHVIL 1973) beziehen kann, stützt sich die Gliederung der fossilen Gliroidea bis jetzt im wesentlichen auf die Morphologie der Molaren. Die Analyse der Molarenmorphologie hat bisher kein einheitliches System erbracht.

CHALINE und MEIN (1979) haben eine Stammbaumrekonstruktion der fossilen und einiger rezenter Gliriden gegeben. Die drei Gruppen der vorliegenden Untersuchung werden zwar nicht ausgewiesen, lassen sich aber teilweise in der Gruppierung wiedererkennen. Die engeren Beziehungen zwischen *Microdyromys*, *Hypnomys*, *Eliomys*, und *Dryomys* innerhalb der Gruppe 2 und zwischen *Miodyromys* und *Myomimus* für die Gruppe 3 werden bestätigt. Die hier ausgewiesene Gruppe 1 wird aber auseinandergerissen und *Leithia* noch mit *Myoxus* in Verbindung gebracht. Die meisten Beziehungen lassen sich aber nicht überprüfen, weil die Schmelzanalysen vieler fossiler Gattungen noch ausstehen.

BRUIJN (1967) hat eine Gliederung der Gliridae in fünf Unterfamilien gegeben, die von DAAMS (1981) revidiert wurde. Diese Gliederung steht in deutlichem Widerspruch zu der Gruppierung nach dem Schmelzmuster der unteren Inzisiven. Widersprüche ergeben sich aber auch zu den von KRATOCHVIL (1973) und BUGGE (1985) gegebenen zoologischen Daten.

MAYR (1979) hat bei fossilen Gliriden 6 Gruppen nach der Molarenmorphologie unterschieden, die von MEULEN und BRUIJN (1982) modifiziert und ergänzt wurden. Sie sind aber nicht mit den Unterfamilien bei DAAMS (1981) in Übereinstimmung zu bringen. Aus den sechs Morphotyp-Gruppen (MEULEN und BRUIJN 1982; THENIUS 1989) konnten zwar jeweils einzelne Vertreter untersucht werden, aber da das Spektrum der fossilen Gattungen damit noch nicht hinreichend abgedeckt ist, muß die Bewertung der bisher sichtbaren Übereinstimmung zwischen Schmelzmuster-Gruppen und Morphotyp-Gruppen als vorläufig betrachtet werden. Sie wird so weit wie möglich diskutiert.

KRATOCHVIL (1973) hat die am stärksten differenzierte systematische Gliederung für die rezenten Gliriden des europäischen Raumes aufgrund der Analyse der männlichen Sexualorgane gegeben. Seine Ergebnisse zeigen eine ungewöhnlich gute Übereinstimmung mit dem Schmelzmuster. Wo es KRATOCHVIL (1973) nicht möglich war, die Sexualorgane zu untersuchen, hat er Verwandtschaftsverhältnisse aus der Molarenmorphologie rekonstruiert. Dort kommt es teilweise zu größeren Widersprüchen, die diskutiert werden müssen.

Die Gruppe 1 nach dem Schmelzmuster umfaßt *Myoxus* und *Glirulus*. Beide Gattungen

stehen bei MEULEN und BRUIJN (1982) in der „symmetrical group“ zusammen. Allerdings wird *Glirulus* auch in einer zweiten Morphotyp-Gruppe genannt. KRATOCHVIL (1973) betrachtet die rezenten *Myoxus* und *Glirulus* wegen der Molarenstruktur als nahestehend. Die Sexualorgane beider Gattungen wurden leider noch nicht miteinander verglichen. Bei DAAMS (1981) stehen diese beiden Gattungen in unterschiedlichen Unterfamilien, die jeweils Gattungen aus mehreren Schmelzmustergruppen vereinigen.

Die Gruppe 2, die sich nach dem Schmelzmuster abgrenzen läßt, umfaßt in der rezenten Fauna die Gattungen *Dryomys* und *Eliomys*. KRATOCHVIL (1973) vereingt sie im Tribus Dryomyini und grenzt sie aufgrund der Sexualorgane gegenüber *Myoxus* im Tribus Glirini ab. *Dryomys* und *Eliomys* bilden bei BRUIJN (1966) und DAAMS (1981) die Dryomyinae. ENGESSER (1976) leitet *Tyrrhenoglis* von *Microdryomys* her. Zumindest zeigen beide das gleiche Schmelzmuster. ZAMMIT MAEMPEL und BRUIJN (1982) werten die mediterranen Inselformen des Pleistozäns *Maltamys*, *Tyrrhenoglis* und *Hypnomys* als Untergattungen von *Eliomys* und stellen auch *Leithia*, die Riesenform unter den pleistozänen Gliriden aus Malta, zu den Dryomyinae. MEULEN und BRUIJN (1982) ordnen auch *Microdryomys* der „simple intermediate“ Morphotyp-Gruppe zu. Die Übereinstimmung der Schmelzmuster dieser Gattungen in der Gruppe 2 bestätigt ihre Zusammengehörigkeit eindrucksvoll. Damit sind die früher vermuteten engeren Beziehungen zwischen *Leithia* und *Muscardinus* (KRETZOI 1943) oder zwischen *Leithia* und *Myoxus* (CHALINE und MEIN 1979) überholt.

Mit „*Peridyromys*“ *brailloni* ist das Schmelzmuster der Gruppe 2 seit dem frühen Mittel-Miozän (MN4) belegt. Nach der Molarenform haben MEULEN und BRUIJN (1982) „P.“ *brailloni* jener „asymmetrical Group“ zugeordnet, die weitgehend das Schmelzmuster der Gruppe 3 zeigen. „P.“ *brailloni* zeigt aber ein deutlich primitiveres Schmelzmuster als jene Gattungen. Ebenfalls unterschiedlich ist die Bewertung von *Myomimus*, den KRATOCHVIL (1973) aufgrund der Größenverhältnisse in der Backenzahnreihe seinen Dryomyini zuordnet. Aufgrund des Schmelzes gehört *Myomimus* zur Schmelzmuster-Gruppe 3. Die Ähnlichkeit in den Zahnproportionen zu *Dryomys* bewerte ich als eine Plesiomorphie.

Die Gruppe 3 besitzt das am stärksten abgeleitete Schmelzmuster und ist mit *Myodyromys* mindestens seit dem unteren Mittelmiozän (MN4) belegt. Die Zuordnung der hierher gestellten Gattungen ist bisher oft geändert worden. *Muscardinus* und *Myoxus* wurden von SIMPSON (1945), ELLERMANN und MORRISON-SCOTT (1951), aber auch noch von DAAMS (1981) als nahestehend angesehen. Dagegen betont KRATOCHVIL (1973) aufgrund der männlichen Sexualorgane den großen Abstand von *Muscardinus* zu den übrigen rezenten Gliriden Europas. Ebenso weist der Besitz eines zweikammerigen Magens *Muscardinus* eine Sonderstellung zu (VORONTZOV 1967). Nach BUGGE (1985) hat *Muscardinus* eine stark abgeleitete Anordnung der Aorten in der Ohrregion. Die Unterschiede im Schmelzmuster zwischen der Gruppe 1 und Gruppe 3 bestätigen diesen Abstand.

Die Gruppe 3 zeigt in anderen Merkmalen eine große Divergenz, weswegen die rezenten Gattungen *Muscardinus*, *Graphiurus*, *Myomimus* alle als Vertreter eigener Unterfamilien bzw. *Selevinia* sogar als eigene Familie gewertet wurden. *Miodryomys* und *Graphiurus* haben eine einfache Molarenform beibehalten, *Muscardinus* hat die ersten Molaren vergrößert, *Selevinia* dagegen die Molaren erheblich reduziert. In der Anordnung der Aorten steht den primitiven Verhältnissen bei *Graphiurus* ein abgeleitetes Muster bei *Muscardinus* gegenüber (BUGGE 1985). Dennoch teilen alle Gattungen ein stark abgeleitetes Schmelzmuster, das seit dem mittleren Miozän (MN4) belegt ist. Offensichtlich sind die verschiedenen Merkmale nicht gleichzeitig entwickelt worden, und nach dem Fossilbericht ist die Ausbildung des Schmelzmusters relativ früh erfolgt.

*Selevinia* wurde zwar stets in die Nähe der Gliridae gestellt, aber nie in Vergleichsuntersuchungen einbezogen. Die Übereinstimmung im Schmelzmuster, die nach der oben diskutierten Merkmalsverteilung bei den Myomorpha nicht als Konvergenz anzusehen ist, zeigt die Zugehörigkeit von *Selevinia* zur Gruppe 3 der Gliriden. Dabei wird deutlich, daß

## Gliroidea

## Gliridae

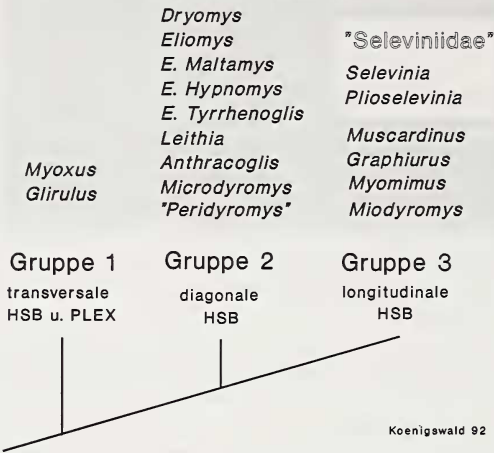


Abb. 29. Systematische Gruppierung der Gliroidea nach dem Schmelzmuster der unteren Schneidezähne. Nach diesem Merkmalskomplex sind die Seleviniidae Teil der Gliridae, weil sie nicht die Schwestergruppe aller Gliridae sind, sondern einen Teil der Schmelzmuster-Gruppe 3 bilden. Das abgeleitete Schmelzmuster der Gruppe 3 ist mit *Miodyromys* mindestens seit dem mittleren Miozän belegt, woraus sich die starke Differenzierung im Backenzahngemäß und anderen Merkmalen innerhalb dieser Gruppe erklärt

die Seleviniidae nicht die Schwestergruppe aller Gliridae sind, sondern wahrscheinlich nur eine oder wenige Gattungen innerhalb der Gruppe 3.

Die Beziehung zwischen *Selevinia* und *Plioselvinia*, die SULIMSKI (1962) wegen der Reduktion der Molaren angenommen hat, wird durch die Zugehörigkeit beider Gattungen zur Gruppe 3 in gewisser Weise bestätigt, aber nach dem Schmelzmuster allein wären Beziehungen zu den anderen Vertretern der Gruppe 3, etwa *Myomimus* nicht auszuschließen. Die starke Reduktion der PE bei *Plioselvinia* schließt diese Gattung aber als direkte Stammform von *Selevinia* aus.

Die drei nach dem Schmelzmuster ausgeschiedenen Gruppen dürften einheitliche Gruppen bilden, haben allerdings wegen ihres hohen Alters eine starke Differenzierung sowohl in Molaren wie in den Weichteilen erfahren. Für eine weitere Aufgliederung der Gruppen scheint das Schmelzmuster kaum geeignet zu sein. Hier leisten andere Merkmale bessere Dienste.

### Taxonomische Folgerungen

Da das Schmelzmuster nicht als unmittelbare Anpassung an eine spezielle Ernährungs- oder Lebensweise zu verstehen ist, kann diesem Merkmalskomplex eine hohe systematische Signifikanz beigemessen werden. Zumindest scheint das Schmelzmuster besser mit den Weichteil-Merkmalen (KRATOCHVIL 1973; BUGGE 1985) zu korrelieren als mit den verschiedenen Systematiken, die aus der Molarenmorphologie abgeleitet worden sind (DAAMS 1981). Die Schmelzanalyse bietet sicherlich keine grundsätzlich besseren Merkmale als die traditionell genutzten. Sie bietet aber zusätzliche und vor allem von den bisherigen unabhängige Indizien, die in gleicher Weise und relativ einfach an fossilem wie rezemtem Material überprüft werden können.

Bei den Gliroidea zeigt die hier aufgezeigte Gliederung in drei Gruppen vor allem

Probleme in der hierarchischen Bewertung der einzelnen Taxa auf. Um einen einigermaßen gleichwertigen Rang der verschiedenen Evolutionslinien auch in der Taxonomie darzustellen, könnte man alle drei nach dem Schmelzmuster ausgewiesenen Gruppen in den Rang von Unterfamilien in den Gliridae oder Familien innerhalb der Gliroidea erheben. Die Schmelzmustergruppe 1 deckt sich mit den Glirini (KRATOCHVIL 1973) nicht aber den Glirinae (THOMAS 1897). Die Gruppe 2 umfaßt weitgehend die Dryomyinae (BRUIJN 1967). Besondere Schwierigkeiten bietet die Schmelzmustergruppe 3, weil sie bereits mehrere Unterfamilien (Muscardininae, Graphiurinae, Myomiminae) und sogar die Seleviniidae als eigene Familie umfaßt.

Auf jeden Fall verlieren nach der jetzt bekannten Merkmalsverteilung die Seleviniidae den Rang einer eigenen Familie, weil sie nach dem Schmelzmuster nicht die Schwestergruppe aller Gliriden sind, sondern die einer oder mehrerer Gattungen innerhalb der Schmelzmustergruppe 3.

Die Schwierigkeit besteht darin, einerseits die traditionelle Systematik des besseren allgemeinen Verständnisses wegen soweit wie möglich beizubehalten, andererseits die hier vorgelegten Ergebnisse sinnvoll einzuarbeiten. Ich beschränke mich darauf, hier die untersuchten Gattungen entsprechend der Entwicklung im Schmelzmuster zu gruppieren (Abb. 29).

Die formale Benennung der Gruppen wäre eine rein technische Konsequenz. Bevor man sie verbindlich durchführt, sollte man aber versuchen, das Schmelzmuster von möglichst allen fossil bekannten Gliroidea zu erfassen und die Analyse der kritischen Weichteilmerkmale zu ergänzen, um zu überprüfen, wie weit die hier entworfene Hypothese einer neuen Gliederung bestätigt wird.

### Danksagung

Diese Arbeit am Zahnschmelz der Gliriden war nur durch das großzügige Entgegenkommen verschiedener Kollegen möglich, die Material für die Untersuchungen zur Verfügung gestellt haben. Besonders zu nennen sind: Prof. Dr. H. DE BRUIJN, Utrecht; Dr. F. DIETERLEN, Stuttgart; Dr. B. ENGESSER, Basel; Prof. Dr. V. FAHLBUSCH, München; Prof. Dr. J. L. HARTENBERGER, Montpellier; Dr. KAWAMURA, Kariya und Mr. MINATO, Higashimurogun, Japan; Prof. Dr. J. NIETHAMMER, Bonn; Dr. O. L. ROSSOLIMO, Moskau; Dr. G. STORCH, Frankfurt, Frau Dr. WU, Peking/München. Bewährte Unterstützung fand ich bei Herrn G. OLESCHINKI und Frau D. KRANZ, beide Bonn, bei den Arbeiten für die Abbildungen. Allen sei hiermit nochmals herzlicher Dank gesagt.

### Zusammenfassung

Untersucht wurde die Ultrastruktur des Schmelzes der Schneidezähne von etwa 20 rezenten und fossilen Gattungen und Untergattungen der Gliroidea. Drei Gruppen lassen sich nach dem Schmelzmuster der unteren Schneidezähne ausgliedern. Die Gruppe 1 zeigt mit vorwiegend transversalen HSB ein weitgehend ursprüngliches Schmelzmuster, besitzt aber mit der dicken PLEX eine Synapomorphie. Die umfaßt die Gattungen *Myoxus* und *Glirulus*. Die Gruppe 2 besitzt durchgehend diagonal angeordnete HSB und damit ein stärker abgeleitetes Schmelzmuster. Die Gattungen *Dryomys*, *Eliomys* mit mehreren fossilen Untergattungen von den Mittelmeerrinseln sowie *Leithia*, *Microdryomys* und „*Peridyromys*“ *brailoni* gehören zu dieser Gruppe. Sie deckt sich damit weitgehend mit den Dryomyinae. Die Gruppe 3 vereinigt durch synapomorphe Merkmale, nämlich longitudinal ausgerichtete HSB zusammen mit tangentialem Schmelz die Gattungen *Myomimus*, *Miodyromys*, *Graphiurus*, *Muscardinus*, *Plioselevinia* und *Selevinia* innerhalb des untersuchten Materials. Diese Schmelzmuster-Gruppe 3 faßt einige Gliridae und die Seleviniidae zusammen und zeigt, daß die Seleviniidae, die bisher als eigene Familie gewertet wurden, nicht die Schwestergruppe aller Gliridae sind und deswegen in die Gliridae einzugliedern sind. Das stark abgeleitete Schmelzmuster der dritten Gruppe ist bereits bei *Myodyromys* im frühen Mittel-Miozän belegt und zeigt das hohe Alter der Entwicklungs-Linien innerhalb der Gliridae. Die Gliederung nach der Feinstruktur des Schmelzes widerspricht teilweise der systematischen Gliederung nach der Molaren-Morphologie (DAAMS 1981), aber deckt sich weitgehend mit den Ergebnissen, die KRATOCHVIL (1973) aufgrund der Analyse von Weichteilen gewinnen konnte. Die Studie unterstreicht die Bedeutung der Schmelzanalyse.

## Literatur

- BOYDE, A. (1978): Development of the structure of the enamel of the incisor teeth in the three classical subordinal groups of the rodentia. In: *Development, Function and Evolution of Teeth*. Ed. by P. M. BUTLER and K. A. JOSEY. London, New York, San Francisco. pp. 43–58.
- BOYDE, A.; FORTELIUS, M. (1986): Development, structure and function of rhinoceros enamel. *Zool. J. Linnean Soc.* **87**, 181–214.
- BOYDE, A.; MARTIN, L. (1984): A non-destructive survey of prism packing patterns in primate enamels. Amsterdam: Elsevier Science Publishers B.V. pp. 417–421.
- BRUIJN, H. DE (1966): On the Pleistocene Gliridae (Mammalia, Rodentia) from Malta and Mallorca. *Kon. Ned. Akad. Wetensch. Proc. B.* **69**, 481–496.
- (1967): Gliridae, Sciuridae y Eomyidae (Rodentia, Mammalia) miocenos de Calatayud (Provincia de Zaragoza, Espana) y su relación con la bioestratigrafía del área. *Bol. Inst. Geol. y Min. Madrid* **78**, 188–265.
- BUGGE, J. (1985): Systematic value of the carotid arterial pattern in rodents. In: *Evolutionary relationships among rodents: A multidisciplinary analysis*. Ed. by W. P. LUCKETT und J. L. HARTENBERGER. New York: Plenum Press. pp. 355–379.
- CHALINE, J.; MEIN, P. (1979): *Les Rongeurs et l'évolution*. Paris: Doin.
- DAAMS, R. (1981): The dental pattern of the dormice *Dryomys*, *Myomimus*, *Microdryomys*, and *Peridyromys*. *Utrecht Micropal. Bul. sp. publ.* **3**, 1–115.
- (1990): Hypsodont Myomiminae (Gliridae, Rodentia) from the Miocene and Oligocene-Miocene boundary interval of Spain. *Scripta geol. (Leiden)* **95**, 1–63.
- ENGESSER, B. (1976): *Tyrrhenoglis majori*, ein neuer fossiler Gliride (Rodentia, Mammalia) aus Sardinien. *Eclogae geol. Helv.* **69**, 783–793.
- ELLERMANN, J. R.; MORRISON-SCOTT, T. C. S. (1951): *Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758–1946*. London: British Museum. Nat. Hist.
- HARTENBERGER, J. L. (1971): Contribution à l'étude des genres *Microparamys* et *Gliravus* (Rodentia) de l'Eocène d'Europe. *Palaeovertebrata* **4**, 97–137.
- HONACKI, J. H.; KINMAN, K. E.; KOEPL, J. W. (1982): *Mammal species of the world*. Lawrence: Allen Press.
- KOENIGSWALD, W. v. (1977): *Mimomys cf. reidi* aus der villafranchischen Spaltenfüllung Schambach bei Treuchtlingen. *Mitt. Bayer. Staatslg. Paläont. hist. Geol.* **17**, 197–212.
- (1980): Schmelzmuster und Morphologie in den Molaren der Arvicolidae (Rodentia). *Abh. Senckenb. naturf. Ges.* **539**, 1–129.
- (1988): Enamel modification in enlarged front teeth among mammals and the various possible reinforcement of the enamel. In: *Teeth revisited: Proceedings of the VIth international symposium on dental morphology*. Ed. by D. E. RUSSELL, J. P. SANTORO, and D. SIGOGNEAU-RUSSELL. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. (C)* **53**, 148–165.
- (1989): Zahnschmelz, ein natürlicher Verbundwerkstoff auf dem Prüfstand der Evolution. In: *Verbundwerkstoffe und Stoffverbunde in Technik und Medizin. Bd. 2: Medizin*. Hrsg. von G. ONDRACEK. pp. 33–48.
- (1990): Ein ungewöhnliches Schmelzmuster in den Schneidezähnen von *Marmota* (Rodentia, Mammalia). *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* **190**, 53–73.
- (1992): Tooth enamel of cave bear (*Ursus spelaeus*) and the relationship between diet and enamel structures. *Ann. Zool. Fennici* **28**, 217–227.
- KOENIGSWALD, W. v.; CLEMENS, W. A. (1992): Levels of complexity in the microstructure of mammalian enamel and their application in studies of systematics. *Scanning Microscopy* **6/1**, 195–218.
- KOENIGSWALD, W. v.; PFRETZSCHNER, H. U. (1991): Biomechanics in the enamel of mammalian teeth. In: *Constructional Morphology and Biomechanics*. Ed. by N. SCHMIDT-KITTLER and K. VOGEL. Berlin, Heidelberg: Springer. pp. 113–125.
- KORVENKONTIO, V. A. (1934): Mikroskopische Untersuchungen an Nagerincisiven unter Hinweis auf die Schmelzstruktur der Backenzähne. *Ann. Zool. Soc. Zool.-Bot. Fennicae Vanamo* **2**, 1–274.
- KRATOCHVIL, J. (1973): Männliche Sexualorgane und System der Gliridae (Rodentia). *Acta Sci. Nat. Brno. NS* **7/12**, 1–52.
- KRETZOI, M. (1943): Ein neuer Muscardinide aus dem ungarischen Miozän. *Földt. Közlem.* **73**, 271–273.
- MARTIN, T. (1992): Schmelzmikrostruktur in den Inzisiven von alt- und neuweltlichen hystricomorphen Nagetieren. *Palaeovertebrata (im Druck)*.
- MAYR, H. (1979): *Gebißmorphologische Untersuchungen an miozänen Gliriden (Mammalia, Rodentia) Süddeutschlands*. Diss. Univ. München.
- MEULEN, A. VAN DER; BRUIJN, H. DE (1982): The mammals from the Lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece). Part 2. The Gliridae. *Kon. Ned. Akad. Wetensch. Proc. B* **85/4**, 485–524.

- PERETZSCHNER, H. U. (1992): Biomechanik der Schmelzmikrostruktur in den Backenzähnen von Großsäugern. *Palaeontographica* (im Druck).
- RENSBERGER, J. M.; KOENIGSWALD, W. v. (1980): Functional and phylogenetic interpretation of enamel microstructure in rhinoceroses. *Paleobiology* 6/4, 477–495.
- SIMPSON, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 85, 1–350.
- SULIMSKI, A. (1962): Two new rodents from Weze 1 (Poland). *Acta Palaeont. Polonica* 7, 503–512.
- (1964): Pleistocene Lagomorpha and Rodentia from Weze 1 (Poland). *Acta Palaeont. Polonica* 9, 149–261.
- THENIUS, H. (1989): Zähne und Gebisse der Säugetiere. In: *Handbuch der Zoologie*. Hrsg. von J. NIETHAMMER, H. SCHLIEMANN und D. STARCK. Berlin: W. d. Guyter. Bd. VII/56, 1–513.
- TOMES, J. (1850): On the structure of the dental tissue of the order Rodentia. *Phil. Trans. Roy. Soc.* 1850, 529–567.
- VORONTZOV, N. N. (1967): Evolution of the alimentary system of myomorph rodents. *Acad. Sci. USSR* 1–239.
- WAHLERT, J. H. (1968): Variability of rodent incisor enamel as viewed in thin section, and the microstructure of the enamel in fossil and recent rodent groups. *Breviora, Museum Comp. Zool.* 309, 1–18.
- WAHLERT, J. H.; KOENIGSWALD, W. v. (1985): Specialized enamel in incisors of eomyid rodents. *Amer. Mus. Novitates* 2832, 1–12.
- ZAMMIT MAEMPEL, G.; BRUIJN, H. DE (1982): The Plio/Pleistocene Gliridae from the Mediterranean Islands reconsidered. *Proc. Kon. Ned. Akad. wetensch. B* 85/1, 1113–128.

*Anschrift des Verfassers:* Prof. Dr. WIGHART v. KOENIGSWALD, Institut für Paläontologie, Universität Bonn, Nußallee 8, D-5300 Bonn 1, Deutschland